

Retentissement de la rudimentation du membre pelvien sur le complexe caudo-fémoral des Squamates

par Sabine RENOUS *

Résumé. — Deux systèmes musculaires s'organisent autour de deux ligaments, en relation l'un avec le fémur, l'autre avec l'ilion, la commissure cloacale et le muscle transverse ventral de la ceinture. Ils constituent l'armature du complexe caudo-fémoral. Chez les formes marquées par la tendance apode, la réduction du zeugopode entraîne la disparition du tendon long de la partie strictement caudo-fémorale de ce complexe. La réduction des deux systèmes musculaires est donc liée à celle des ligaments et se fait selon trois modalités : réduction progressive des deux systèmes, développement de l'un et réduction de l'autre, enfin apparition d'éléments supplémentaires en relation avec la commissure cloacale.

Abstract. — Two muscular systems are fixed on two aponevrotic systems, the first in relation with the femur and the other in relation with the ilium, the cloacal commissure and the *m. transversus ventralis pelvis*. They form the armature of the caudo-femoral complex. Among the forms possessing rudimental limbs the reduction of the zeugopod is associated with the disappearance of the long tendon of the caudo-femoral part of this complex. The reduction of the muscular systems is associated with a diminution of the aponevrotic systems and has three modes : progressive reduction of the two systems, development of one and reduction of the other, appearance of new elements in relation with the cloacal commissure.

La rudimentation du nombre pelvien concerne un grand nombre de Squamates. Plusieurs travaux ont déjà été consacrés à l'étude anatomique et embryologique de la région pelvi-cloacale de ces reptiles (GASC, RAYNAUD, RENOUS, PIEAU, 1973 ; RAYNAUD, GASC, RENOUS, 1974 ; VASSE, GASC, RENOUS, 1974 ; RAYNAUD, GASC, RENOUS, PIEAU, 1975 ; GASC, RENOUS, 1976 ; RENOUS, RAYNAUD, GASC, PIEAU, 1976). L'étude comparative de cette région chez des espèces à membres bien développés et des espèces apodes ou encore chez des formes constituant, du point de vue de cette réduction, une série morphologique, nous a permis de dégager l'existence d'un plan de configuration générale qui échappe au processus de rudimentation. À côté des repères structuraux invariants sur lesquels est fondé ce plan, des éléments subissent par contre des modifications. Ainsi, l'effacement du membre pelvien introduit non seulement la disparition complète de sa musculature mais aussi un glissement des insertions des muscles extrinsèques. Dans les changements subis par la région pelvi-cloacale, ceux du complexe caudo-fémoral sont souvent difficilement analysables et ceci pour deux raisons : sa composition et son appartenance à la musculature de la queue ou à celle de la cuisse.

* Laboratoire d'Anatomie comparée, 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

I. SITUATION DU COMPLEXE CAUDO-FÉMORAL ET RATTACHEMENT À LA MUSCULATURE CAUDALE

Le complexe caudo-fémoral des Squamates appartient à l'hyposome dont les éléments sont volumineux en arrière du sacrum. L'espace qu'il occupe dans la queue est limité médialement par la série des hémaphyses sur lesquelles il se fixe en partie, latéralement par l'abducteur latéral de la queue (*m. abductor caudae lateralis*), ventralement par l'ischio-caudal (*m. ischio caudalis*) et dorsalement par les muscles intertransversaires et les apophyses transverses des vertèbres caudales sur le corps desquelles il s'attache par des fibres tendineuses ou charnues.

Bien que constituant une grande partie de la masse charnue de la base de la queue, ce complexe entretient par ailleurs des relations tendineuses avec le fémur. Aussi pourrait-il être considéré également comme un élément de la musculature de la cuisse. En réalité, la systématisation des muscles pelvi-cloacaux est relativement délicate et, de ce fait, la classification proposée par les auteurs (CUVIER, 1835 ; SANDERS, 1870 ; FÜRBRINGER, 1870 ; GADOW, 1882 ; PERRIN, 1893 ; OSAWA, 1898 ; NISHI, 1918 ; HAINES, 1935 ; RIBBING, 1938 ; ROMER, 1942 ; KRIEGLER, 1961) assez variable.

L'étude de la région pelvi-cloacale chez divers *Scelotes*, Lézards de la famille des Scincidés (GASC, RENOUS, 1974), nous avait permis d'avancer que ce complexe pouvait n'être que secondairement annexé au membre. L'observation de la mise en place des ébauches à différents stades de la vie embryonnaire (RAYNAUD, GASC, RENOUS, PIEAU, 1975) a confirmé cette hypothèse.

II. COMPOSITION DU COMPLEXE CAUDO-FÉMORAL

Les auteurs (GADOW, 1882 ; NISHI, 1919) ont reconnu divers faisceaux dans le complexe caudo-fémoral. En effet, si l'on prend en considération les origines et les terminaisons ainsi que les relations entretenues avec les compléments tendino-aponévrotiques de l'architecture squelettique, on peut voir que cet ensemble apparemment homogène est en fait composé d'éléments juxtaposés différents. On appelle généralement caudo-fémoral le ou les muscles en relation avec le fémur et sacro-caudal (RIBBING, 1938) ou sacro-crural (NISHI, 1919) le faisceau le plus superficiel à qui nous avons donné le nom de caudo-cloacal dans une précédente note (RAYNAUD, GASC, RENOUS, PIEAU, 1975) pour avoir une meilleure idée de ses attaches et de son extension. Mais cette terminologie n'est pas encore très satisfaisante, car le complexe n'est pas décrit par rapport à des éléments fixes de la région pelvi-cloacale tel que le muscle transverse ventral de la ceinture. Partant de ces repères anatomiques il devient possible de découvrir les bases architecturales du système ainsi que nous l'avons fait pour l'ensemble de la région. Le complexe s'organise autour de deux éléments directeurs (fig. 1) : une lame tendineuse caudo-fémorale et l'origine fibreuse du muscle transverse ventral de la ceinture reliée ou non à l'ilion par une autre lame fibreuse verticale représentant la portion ilio-ischiatique du ligament pubo-ischiatique des auteurs. Du bord cranial de cette dernière se détache d'ailleurs le fléchisseur crural (*m. pubo ischio tibialis*).

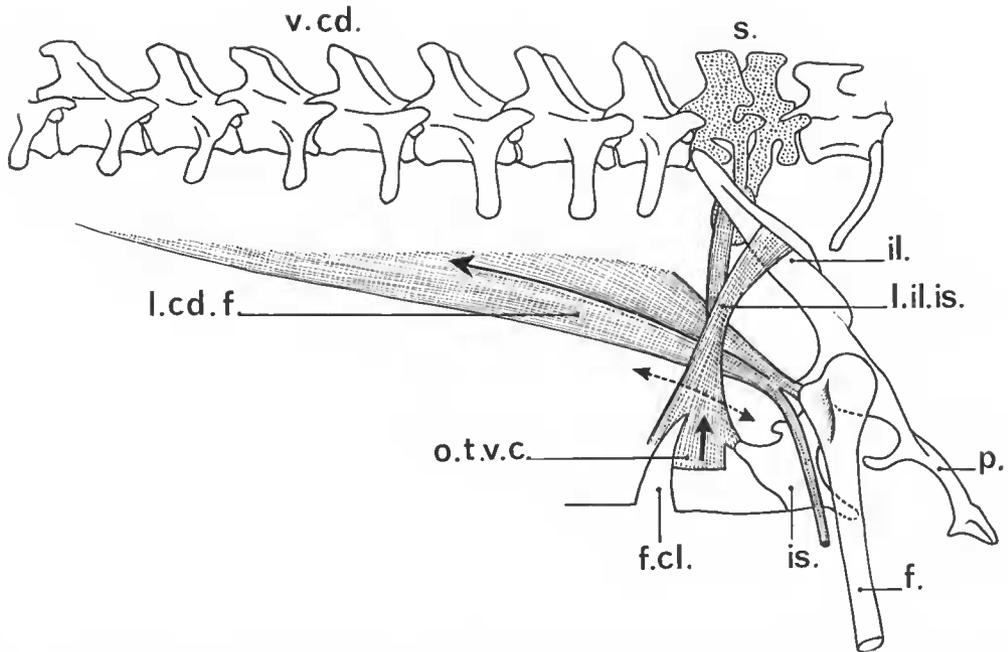


FIG. 1. — Ligaments du complexe caudo-fémoral. Exemple pris chez un Seineidé (*Eumeces algeriensis*).
 f., fémur ; f. el., fente cloacale ; il., ilion ; is., ischion ; l.cd.f., ligament caudo-fémoral ; l.il.is.,
 ligament ilio-ischiatique ; o.t.v.c., origine du muscle transverse ventral de la ceinture ; p., pubis ;
 s., sacrum ; v.cd., vertèbres caudales.

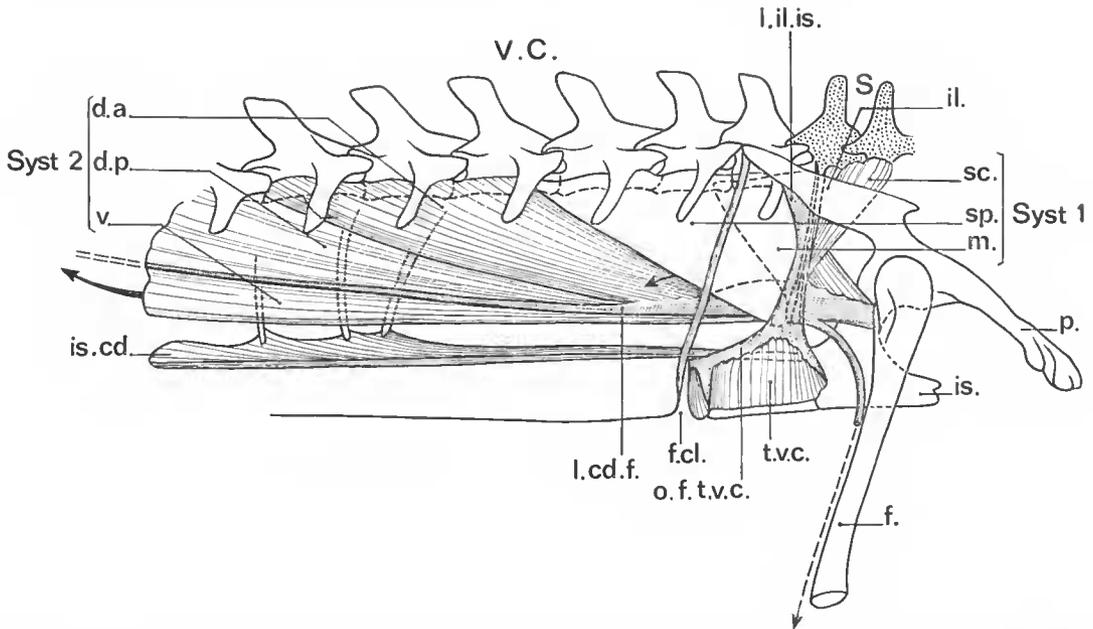


FIG. 2. — Composition du complexe caudo-fémoral. Exemple pris chez un Iguanidé (*Crotaphytus wislizenii*).
 f., fémur ; f.el., fente cloacale ; il., ilion ; is., ischion ; is.ed., muscle ischio-caudal ; l.cd.f., ligament
 caudo-fémoral ; l.il.is., ligament ilio-ischiatique ; o.f.t.v.c., origine fibreuse du muscle transverse ven-
 tral de la ceinture ; p., pubis ; S., sacrum ; Syst. 1, système 1 (m., chef moyen ; sc., chef sacré ; sp.,
 chef superficiel) ; Syst. 2, système 2 (d.a., chef dorsal antérieur ; d.p., chef dorsal postérieur ; v., chef
 ventral) ; t.v.c., muscle transverse ventral de la ceinture ; v.c., vertèbres caudales.

III. DESCRIPTION DU COMPLEXE CAUDO-FÉMORAL CHEZ LES FORMES À MEMBRES BIEN DÉVELOPPÉS

Ce complexe sera décrit en détail chez *Crotaphytus wislizenii* (fig. 2) (Iguanidé) appartenant aux Iguaniens, seul infra-Ordre de lézard qui ne soit pas marqué par la tendance apode.

Le ligament caudo-fémoral se présente sous la forme d'une lame, oblique d'avant en arrière et de bas en haut, issue du trochanter fémoral, et par un long tendon du zeugopode. De ses faces ventrale et dorsale naissent les fibres de trois faisceaux. Les faisceaux ventral et dorsal postérieur gagnent les onze premières hémaphyses environ et le faisceau dorsal antérieur le corps des sept premières vertèbres caudales. Vers l'avant les fibres de ces trois chefs coulisent dans l'anneau constitué par le ligament ilio-ischiatique, qui s'attache à l'ischion et au fléchisseur crural. Le transverse ventral de la ceinture se détache par ailleurs de toute la partie ventrale de ce ligament qui se fixe vers l'arrière à la commissure cloacale. Trois éléments naissent du ligament ilio-ischiatique. L'un presque vertical, provient de sa face médiale, immédiatement au-dessus de l'origine du transverse ventral de la ceinture et gagne le corps des deux premières vertèbres caudales ; un autre, issu de son bord antérieur, atteint la région sacrée. Enfin, le plus superficiel, qui se détache de son bord postérieur depuis l'origine du transverse ventral de la ceinture jusqu'à l'origine iliaque du ligament, se termine sur les quatre premières vertèbres caudales.

Il existe donc dans ce complexe deux systèmes superposés ; l'un superficiel que nous appellerons système 1, édifié autour du ligament ilio-ischiatique et de l'origine du transverse ventral de la ceinture et qui n'entretient aucune relation directe avec le fémur (elle est indirecte par l'intermédiaire du fléchisseur crural) ; l'autre, profond, que nous appellerons système 2, édifié autour du ligament caudo-fémoral et donc directement en relation avec le membre postérieur.

Ces deux systèmes gardent sensiblement cette composition chez les Iguanidés et les Agamidés parmi les Iguaniens (fig. 3), mais se simplifient considérablement chez les Caméléonidés. Le ligament ilio-ischiatique se réduit et le système 1 ne comprend plus qu'un seul faisceau issu de l'origine fibreuse du muscle transverse ventral de la ceinture. Le ligament caudo-fémoral ne correspond plus qu'à un tendon pour l'unique faisceau du système 2. Les différences sont plus petites entre Agamidés et Iguanidés : le faisceau sacré du système 1 des Iguanidés provenant du ligament ilio-ischiatique est directement en relation avec le fémur chez les Agamidés.

Chez les Geckonidés, on retrouve sensiblement les mêmes caractéristiques que chez les Iguanidés. Les différences comme les éléments supplémentaires dépendent de la présence d'os cloacaux. Chez les Xantusiidés, comme chez les Caméléonidés, les systèmes 1 et 2 sont représentés par un seul élément. Par contre, il apparaît un nouveau faisceau, superficiel et plus développé, en relation directe avec la commissure cloacale.

Chez les Scincomorphes à membres bien développés le ligament ilio-ischiatique atteint le maximum de complexité et l'attache avec la commissure cloacale est renforcée. Le système 2 est formé, selon les familles, d'un plus ou moins grand nombre de faisceaux issus du ligament caudo-fémoral. Le faisceau le plus superficiel du système 1 est constant, par contre le chef sacré détaché du ligament ilio-ischiatique chez les Cordylidés et les Lacer-

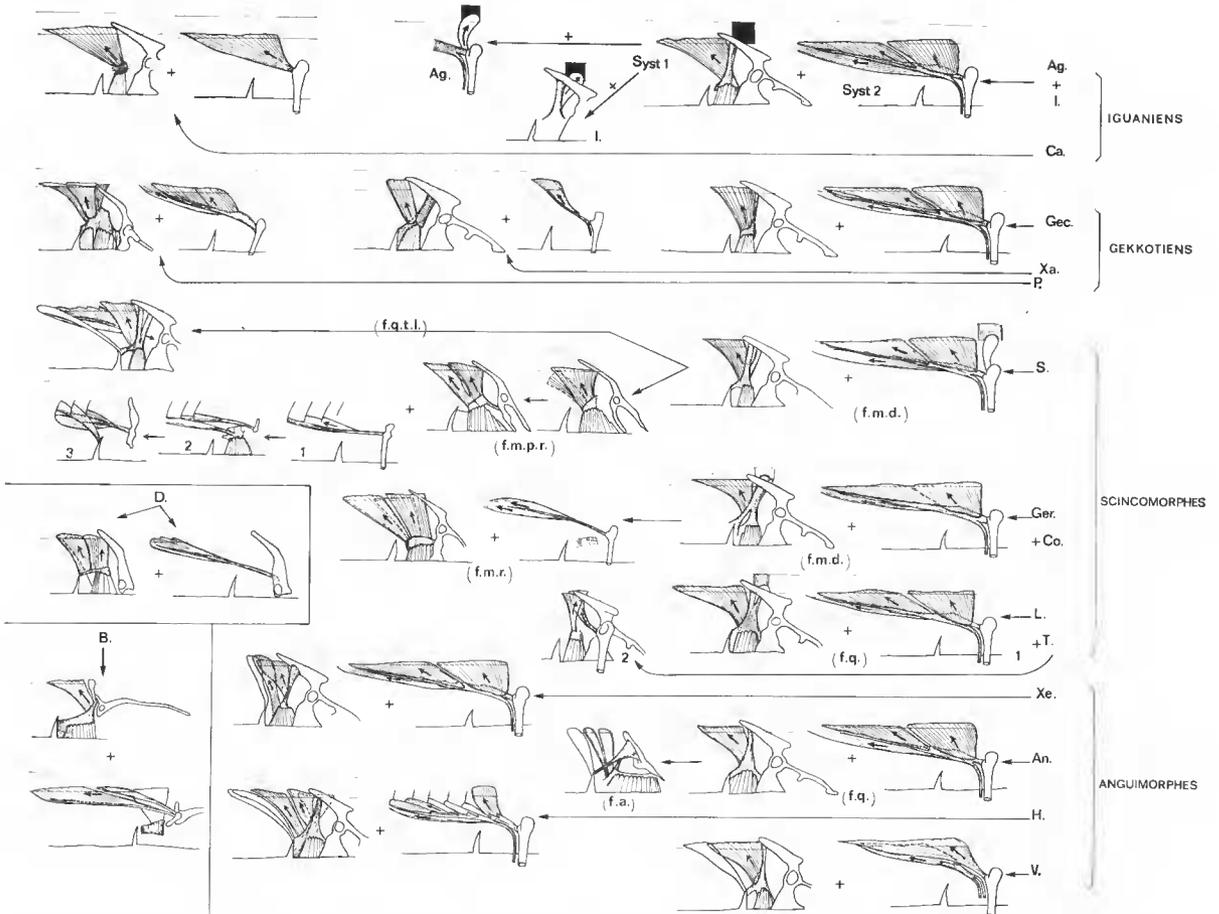


FIG. 3. — Anguimorphes, Gekkotiens, Iguaniens et Scincomorphes, les quatre infra-Ordres de Lézards. Ag., Agamidés ; An., Anguidés (f.a., formes apodes telles que *Anguis* ; f.q., formes quadrupèdes) ; B., Boïdés ; Ca., Caméléonidés ; Co., Cordylidés ; (f.m.d., formes à membres bien développés ; f.m.r., formes à membres réduits, par exemple *Chamaesaura*) ; D., Dibamidés ; Gec., Geckonidés ; Ger., Gerrhosauridés ; H., Helodermatidés ; L., Iguanidés ; L., Laertidés ; P., Pygopodidés ; S., Scincidés (f.m.d., formes à membres bien développés ; f.m.p.r., formes à membres postérieurs réduits ; 1, 2, espèces du genre *Scelotes* ; 3, formes apodes telles que *Acontias*) ; f.q.t.l., formes quadrupèdes à tronc long comme *Chalcides*) ; Syst. 1, Système 1 du complexe caudo-fémoral ; Syst. 2, Système 2 de ce même complexe ; T., Téliidés (1, formes quadrupèdes ; 2, genre *Bachia*) ; V., Varanidés ; Xe., Xenosauridés.

tidés (comme chez les Iguanidés) gagne directement la tête fémorale chez les Scincidés (comme chez les Agamidés).

Chez les Anguimorphes le ligament ilio-ischiatique en relation (Anguidés, Héliodermatidés, Varanidés) ou non (Xénosauridés) avec la commissure cloacale est une lame simple. Le chef le plus superficiel du système 1 est recouvert en partie par un ou deux éléments issus de la commissure cloacale, donc comme chez les Xantusiidés, association

aux deux systèmes reconnus, d'un troisième système plus superficiel centré cette fois sur la commissure cloacale.

IV. VARIATION DE LA COMPOSITION DE CE COMPLEXE
DANS LES GROUPES MARQUÉS PAR LA TENDANCE APODE

Au sein des Sauriens (fig. 4), chaque infra-Ordre à l'exception des Iguaniens renferme des formes apodes ou à membres réduits : les Pygopodidés parmi les Gekkotiens, la presque totalité des Scincomorphes à l'exception des Lacertidés, les Anguidés et les Anguimorphes.

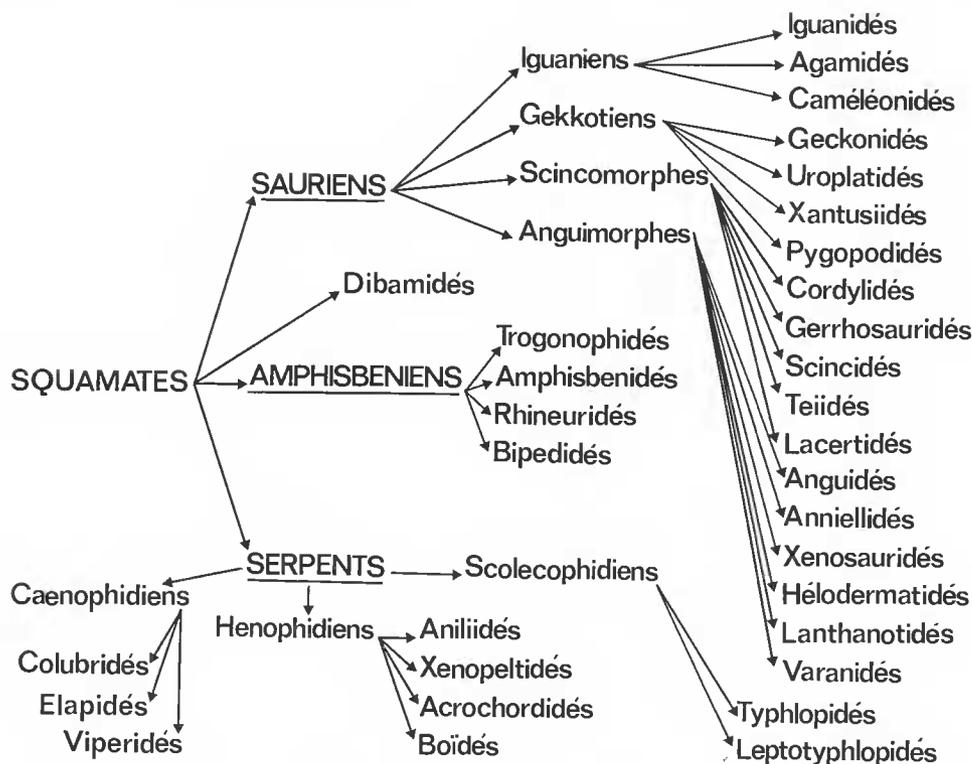


FIG. 4. — Classification des Sauriens
et répartition des formes marquées par la réduction des membres.

Tous les Amphisbénieniens sont apodes sauf les Bipedidés, de même les Serpents sauf les Scolécophidiens, les Aniliidés et les Boïdés qui ont encore des appendices pelviens très réduits. Les Dibamidés dont la place systématique n'est pas définitivement fixée sont également marqués par cette tendance. Elle frappe également les régions pelvienne et pectorale chez de nombreuses formes mais le plus souvent l'une d'elles est comparativement plus touchée que l'autre, ainsi la pectorale chez les Pygopodidés, les Dibamidés, les Typhlopidés, les Leptotyphlopidés, les Aniliidés et les Boïdés, la pelvienne chez les Bipedidés et les Teiidés

par exemple. Ces deux sous-tendances qui font prédominer une rudimentation pectorale ou une rudimentation pelvienne peuvent d'ailleurs exister dans un même infra-Ordre, comme c'est le cas des Scincomorphes avec les Scincidés et les Téliidés.

Chez les Pygopodidés parmi les Gekkotiens (fig. 3), le complexe n'est pas encore très touché par le début de rudimentation subi par le membre. Les éléments du système 1, bien développés, gagnent un vaste ligament latéro-ventral, duquel se détache le transverse ventral de la ceinture. Le système 2 naît seulement du fémur. Chez les Scincomorphes plusieurs types de variations apparaissent selon les groupes. Ainsi, dans l'ensemble des Cordyloïdes nous assistons avec le genre *Chamaesaura* à la réduction du ligament ilio-ischiatique, au développement des relations fibreuses entre l'origine du transverse ventral de la ceinture et la commissure cloacale, à un accroissement de la complexité du système 1 et à la simplification du système 2. Chez les Scincidés, il faut distinguer deux groupes d'animaux. L'un comprend ceux qui possèdent une élongation relative du tronc sans réduction importante des membres (ex. *Chalcides sepsoides*). Le complexe caudo-fémoral tend à se simplifier mais un faisceau plus superficiel apparaît qui entre en relation avec la commissure cloacale. Le second comprend ceux qui constituent de véritables séries morphologiques dans lesquelles nous pouvons suivre la réduction du membre pelvien. Ainsi, dans le genre *Scelotes* nous assistons à la réduction du ligament ilio-ischiatique et à la mise en relation directe du système 1 avec l'origine du transverse ventral de la ceinture, à la division progressive de l'unique faisceau de ce système, enfin à l'acquisition de relation avec le T.V.C. par le chef postérieur du système 2. Un élément superficiel particulier chez *Acontias meleagris* naît de la commissure cloacale.

Chez les Anguidés parmi les Anguimorphes, trois éléments composent encore le complexe. Deux gagnent l'origine du transverse ventral de la ceinture. Nous pensions, dans un précédent travail (RAYNAUD, GASC, RENOUS, PIEAU, 1975), qu'ils pouvaient être homologués, le plus antérieur au système 2 (muscle caudo-fémoral au sens strict) et le suivant au système 1 (muscle caudo-cloacal). Après étude des autres Anguimorphes, il semble qu'il soit plus logique de voir dans le faisceau le plus antérieur un élément du système 1. Le suivant pourrait être ou un élément unique du système 2 qui se détacherait de l'origine du transverse ventral de la ceinture en l'absence de fémur (cf. les autres Anguidés quadrupèdes), ou un deuxième élément du système 1 (cf. les Xénosauridés). Enfin, un troisième faisceau, situé en arrière des deux précédents et interprété comme un muscle de la base des hémipénis, représenterait plutôt l'élément superficiel du complexe centré sur la commissure cloacale et retrouvé chez tous les Anguimorphes.

Chez *Dibamus* l'organisation du complexe caudo-fémoral ressemble étonnamment à celle de *Chamaesaura* (Scincomorphes). Le ligament ilio-ischiatique réduit ne sert pas d'attache aux éléments du système 1. Il se fait un renforcement du système tendino-aponévrotique entre l'origine du transverse ventral de la ceinture et la commissure cloacale, d'où partent les éléments de l'ensemble 1. Enfin, l'ensemble 2 réduit en volume est issu de la ceinture dans la région acétabulaire malgré la présence d'un fémur.

Chez le Python (Boïdés) (RENOUS, RAYNAUD, GASC, PIEAU, 1976), malgré des transformations profondes de la région pelvi-cloacale, nous retrouvons encore les éléments des deux systèmes. Ceux du premier sont fixés à une vaste lame tendino-aponévrotique de laquelle se détache ventralement le transverse ventral de la ceinture. Ceux du second sont parfaitement identifiables et sont en relation directe avec le fémur.

V. RÉFLEXION SUR LES MODALITÉS DE VARIATIONS DU COMPLEXE CAUDO-FÉMORAL

Chez les formes à membres bien développés nous avons vu que la lame aponévrotendineuse d'origine du muscle transverse ventral de la ceinture, généralement prolongée dorsalement par le ligament ilio-ischiatique, et le ligament caudo-fémoral plus profond, constituaient l'armature du complexe. Autour de celle-ci s'organisent deux systèmes musculaires superposés dont certains éléments sont constants : ceux qui partent des deux faces du ligament caudo-fémoral et le chef superficiel du système 1.

Si le terme de « caudo-fémoral » semble justifié pour désigner la totalité du système 2, comprenant un plus ou moins grand nombre de faisceaux, ceux jusqu'alors proposés pour le système 1 s'y appliquent mal. Le terme de « sacro-caudal » retenu pour le chef le plus superficiel ne tient compte que de l'extension vertébrale. Celui de « sacro-crural », s'il fait allusion aux rapports qu'entretient le système (par l'intermédiaire du ligament ilio-ischiatique) avec le fléchisseur crural, nie ceux qui existent avec le transverse ventral de la ceinture. Enfin, celui de « caudo-cloacal » n'est pas non plus satisfaisant puisqu'il n'y a pas, chez l'adulte, de relation directe avec la commissure cloacale.

Chez les formes marquées par la tendance apode, il faut remarquer, en tout premier lieu, que la réduction du zeugopode (*Chamaesaura*, *Pygopus*, *Scelotes*) a pour conséquence immédiate la disparition du tendon long de la partie caudo-fémorale du complexe (fig. 5). Ce tendon qui se fixait sur la partie distale du zeugopode s'efface complètement avec la suppression de cette région. C'est peut-être la seule partie du complexe qui soit réellement dépendante du membre et qui lui appartienne (confirmation embryologique ?). Il n'en va pas de même pour l'attache fémorale. Si elle persiste même lorsque le fémur est très réduit et non fonctionnel (*Scelotes*), elle peut se fixer directement sur la ceinture lorsqu'il a complètement disparu (*Acontias*). Ceci tendrait à prouver que cette partie du muscle caudo-fémoral n'est pas dépendante du membre, mais s'y rattacherait secondairement au cours de l'ontogenèse (RAYNAUD, GASC, RENOUS, PIEAU, 1975). Ainsi partant de cette constatation, on pourrait penser que le faisceau moyen de l'Orvet représente un muscle caudo-fémoral qui aurait acquis, en l'absence de fémur et avec la réduction des pièces ventrales de la ceinture, des relations avec l'origine du transverse ventral de la ceinture.

Si l'effacement du membre pelvien n'entraîne pas la réduction corrélative du muscle caudo-fémoral à l'intérieur du complexe, comme on aurait pu s'y attendre en raison de ses attaches fémorale et zeugopodienne, elle induit celle du ligament ilio-ischiatique. Les éléments du système s'attachent alors directement de l'origine du transverse ventral de la ceinture. Donc, malgré les apparences (chez les formes à membres bien développés), le système 1 est davantage lié à l'origine fibreuse de ce muscle qu'au ligament ilio-ischiatique lui-même.

Cependant le complexe réagit dans son ensemble à la rudimentation du membre. Il se dégage trois grandes modalités (fig. 5). On assiste soit à la réduction des deux systèmes comme chez les Téliidés (réduits à un seul faisceau chacun, ils ne couvrent que très peu de segments vertébraux), soit au développement du système 1 qu'accompagne la réduction du système 2 comme chez les Cordyloïdes, les Scincidés et les Dibamidés (tendance à la division du faisceau superficiel du système 1), enfin, apparition d'un faisceau supplémentaire en relation avec la commissure cloacale chez les Scincidés notamment.

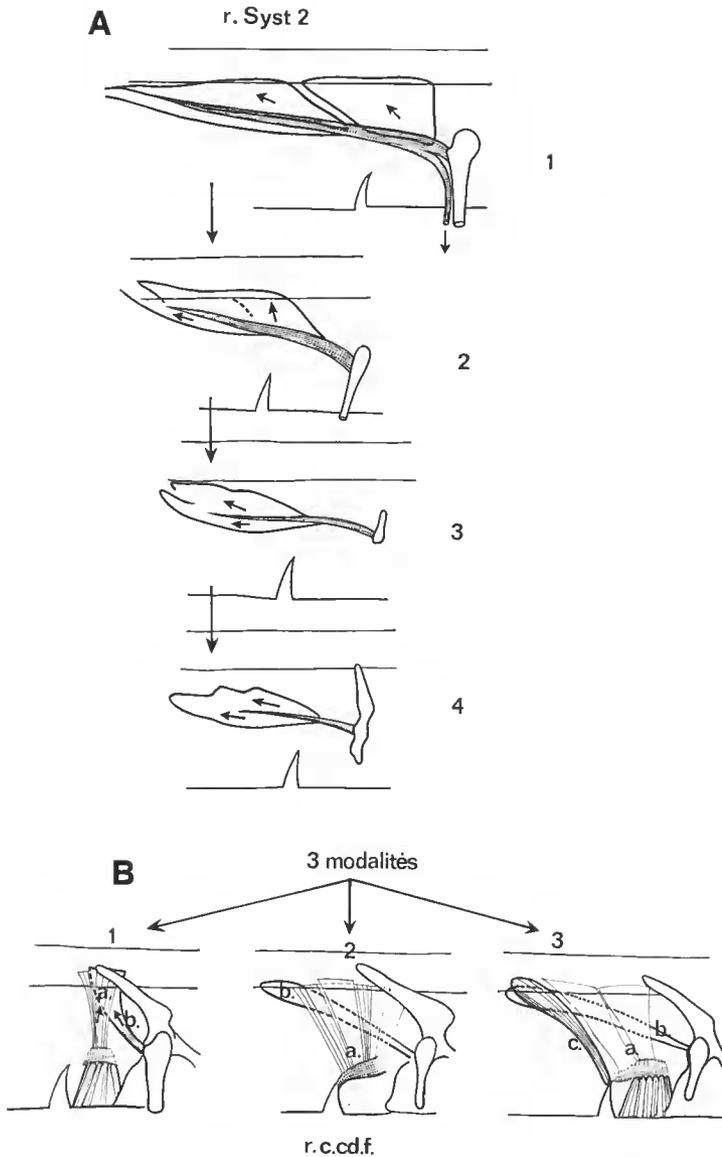


FIG. 5. — Modalités de réduction du complexe caudo-fémoral.

A. — Réduction du système 2 : 1, développement normal ; 2, perte du tendon issu du zeugopode ; 3, fémur non fonctionnel et attache fémorale conservée ; 4, fémur et attache sur la ceinture pelvienne.

B. — Les trois modalités de réduction du complexe : 1, réduction des deux systèmes à la fois (ex. *Bachia*, Téliidés) ; 2, développement du système 1 et réduction du système 2 (*Scelotes*, Scincidés ; Pygopodidés ; Dibamidés) ; 3, apparition d'éléments supplémentaires en relation avec la commissure cloacale (*Acontias*, Scincidés ; *Anguis*, Anguïdés). a., système 1 ; b., système 2 ; c., élément supplémentaire.

Il faut noter que la troisième modalité peut représenter un caractère phylogénique dans des groupes tels que les Anguimorphes et les Xantusiidés. A titre d'exemple, elle apparaît chez les Scineidés comme *Chalcides sepsoides* dont les membres pelviens, certes de petite taille, sont encore complets, et chez *Acontias* où ils ont complètement disparu. Doit-on mettre l'existence de ce chef superficiel supplémentaire, centré sur la commissure cloacale, en relation avec le phénomène d'élongation du corps ?

Chez les Serpents dépourvus de ceinture pelvienne, le complexe s'efface et il est alors difficile de retrouver dans les muscles verticaux de la région cloacale, déjà en partie mis en place chez *Dibamus* et les Boïdés et renforcés ici, des éléments du système 1.

Les variations du complexe caudo-fémoral s'inscrivent dans un ensemble de transformations globales de l'organisme et les différences que nous avons rencontrées semblent prouver une fois de plus que cette tendance apode s'est manifestée de façon variée à partir d'un même plan, avec des modalités distinctes selon les lignées.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BELLAIRS, d'A. A., 1950. — The limbs of Snakes, with special reference to the hind limb rudiments of *Trachyboa boulengeri*. *Br. J. Herpet.*, **1** : 73-83.
- BÖKER, H. — Einführung in die vergleichende biologische Anatomie. Jena, **2** : 1935-1937.
- BOLK, L., E. GÖBBERT, E. KALLIUS et W. LUBOSCH, 1931-1939. — Handbuch der vergleichenden Anatomie. Berlin und Wien (Urban & Schwarzenberg).
- BYERLY, Th., 1925. — The myology of *Sphenodon*. *Stud. nat. Hist. Iowa Univ.*, **11** (6) : 1-50.
- CAMP, C., 1923. — Classification of the lizards. *Bull. Mus. natn.*, **48** : 289-435.
- COPE, E. D., 1892. — On degenerate types of scapular and pelvic arches in the Lacertilia. *J. Morph.*, **7** : 223-244.
- CUVIER, G., 1835. — Leçons d'Anatomie comparée. Crochard, Paris (8 tomes, 2^e éd.).
- DUERDEN, J. E., 1903. — Methods of Evolution. *South African Ass. Adv. Sci.* (cité par ESSEX, 1927).
- ESSEX, R., 1927. — Studies in Reptilian degeneration. *Proc. zool. Soc. London*, **2** : 879-945.
- FURBRINGER, M., 1870. — Knochen und Muskeln der Extremitäten bei Schlangennähnlichen Saurier. Leipzig.
- GADOW, H., 1822. — Beiträge zur Myologie der hinteren Extremität der Reptilien. *Morph. Jb.*, **7** : 329-466.
- GANS, C., 1962. — Terrestrial locomotion without limbs. *Am. Zool.*, **2** (2) : 167-182.
- GASC, J. P., 1965-1966. — Les rapports anatomiques du membre pelvien vestigial chez les Squamates serpentiformes. I. *Anguis fragilis* (Anguidae, Lacertilia) et *Python sebae* (Boidea, Ophidia). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., **37** (6) : 916-925 ; **38** (2) : 99-110.
- GASC, J. P., et S. RENOUS, 1974. — Les rapports anatomiques du membre pelvien vestigial chez les Squamates serpentiformes. II. *Scelotes brevipes* et *Scelotes inornatus* (Scineidae, Sauria). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 264, Zool. 186 : 1701-1712.
- GASC, J. P., et S. RENOUS, 1976. — Les caractères morphologiques des formes apodes chez les Reptiles et leur évolution. *Soc. Zool. de France*, suppl. **101** (1) : 47-60.
- GASC, J. P., A. RAYNAUD, S. RENOUS et C. PIEAU, 1973. — Contribution embryologique et anatomique à la recherche d'homologies dans la région pelvi-cloacale chez un Léopard à membres bien développés (*Lacerta viridis* Laur.) et chez un Léopard serpentiforme (*Anguis fragilis* L.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **227** : 1155-1158.

- GEGENBAUR, C., 1865. — Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig.
— 1896. — Zur Systematik der Rückenmuskeln, *Morph. Jb.*, **24** : 205-208.
- HAINES, R. N., 1937. — The homology of the flexor and adductor muscles of the high. *J. Morph.*, **56** : 21-49.
- KRIEGLER, W., 1961. — Zur Myologie der Beckens und der Hinterextremität der Reptilia. *Morph. Jb.*, **101** (4) : 541-625.
- MAYR, E., 1974. — Populations, espèces et évolution. Hermann éd., Paris, 496 p.
- MEHNERT, E., 1891. — Untersuchungen über die Entwicklung des Os hypoischium (os cloacae ant.) Os epipubis und Ligamentum medianum pelvis bei den Eidechsen. *Morph. Jb.*, **3**. *Anat. Entwlekk.*, **17** : 123-243.
- MIVART, St G., 1867. — Notes on the myology of *Iguana tuberculata*. *Proc. zool. Soc. London* : 766-797.
— 1870. — On the myology of *Chamaeleon parsonii*. *Proc. zool. Soc. London* : 850-890.
- MOSAUER, W., 1935. — The myology of the trunk region of Snakes and its significance for Ophidian taxonomy and phylogeny. *Univ. Calif., Los Angeles, Pub. Biol., Sci.*, **1** (6) : 81-120.
- MÜLLER, O., 1913. — Neue Untersuchungen über die Extremitätengürtel von *Anguis fragilis* (Inaugural, Dissertation). Bern, Akademische Buchhandlung von Max Dreesel : 1-39.
- NISHI, S., 1919a. — Zur vergleichenden Anatomie der Eigentlichen (genuisen) Rückenmuskeln. *Morph. Jb.*, **50** : 168-318.
— 1919b. — Zur vergleichenden Anatomie der Muskeln des Beckenausganges, Musculus exitus pelvis. *Arb. anat. Inst. Sendai*, **3** : 1-72.
- OSAWA, G., 1898. — Beiträge zur Anatomie der *Hatteria punctata*. *Arch. mikrosk. Anat. Entw. Gesch.*, **51**.
- PERRIN, A., 1892. — Membre postérieur chez un certain nombre de Batraciens et de Sauriens. *Bull. scient. Fr. Belg.*, 3^e sér., : 372-552.
- RAYNAUD, A., 1962a. — Les ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **254** : 3449-3451.
— 1962b. — Étude histologique de la structure des ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.) au cours de leur développement et de leur régression. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **254** : 4505-4507.
— 1971c. — Le développement embryonnaire des membres postérieurs et de la ceinture pelvienne du Python réticulé (*Python reticulatus*). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **273** : 380-383.
- RAYNAUD, A., J. P. GASC et S. RENOUS, 1975. — Les rudiments de membres et leur développement embryonnaire chez *Scelotes inornatus inornatus* (A. Smith) (Scincidae, Sauria). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., 298, Zool. 208 : 537-551.
- RAYNAUD, A., J. P. GASC, S. RENOUS et C. PIEAU, 1975. — Étude comparative, embryologique et anatomique de la région pelvi-cloacale et de sa musculature chez le lézard vert (*Lacerta viridis* Laur.) et l'Orvet (*Anguis fragilis* L.). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., sér. A, Zool.*, **95** : 1-62.
- RENOUS, S., A. RAYNAUD, J. P. GASC et C. PIEAU, 1976. — Caractères rudimentaires, anatomiques et embryologiques, de la ceinture pelvienne et des appendices postérieures du Python réticulé (*Python reticulatus* Schneider, 1801). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér. n° 379, Zool. 267 : 547-584.
- RIBBING, L., 1938. — Muskeln und Nerven der Extremitäten. In : Bolk, Hdb d. Vgl. Anatomie der Wirbeltiere. Berlin und Wien, **5** : 605-656.
- ROBINSON, P. L., 1967. — The evolution of the Lacertilia. In : Problèmes actuels de Paléontologie (évolution des Vertébrés). CNRS éd. : 395-407.

- ROMER, A. S., 1942. — The development of tetrapod limb musculature. The thigh of *Lacerta*. *J. Morph.*, **71** : 251-298.
- 1956. — Osteology of the Reptiles. University of Chicago Press, p. 772.
- SANDERS, A., 1870. — Myology of *Platydictylus japonicus*. *Proc. zool. Soc. London* : 413-426.
- SEVERTZOFF, A. N., 1931. — Studien über die Reduktion der Organe der Wirbeltiere. *Zool. Jb.* (Abt. f. Anat.), **53** : 611-699.
- SMALIAN, C., 1885. — Beiträge zur Anatomie der Amphisbaeniden. *Z. wiss. Zool.*, **42** : 125-202.
- STOKELY, P. S., 1947. — Limblessness and correlated changes in the girdles of a comparative morphological series of Lizards. *Am. Midl. Nat.*, **38** : 725-754.
- SUKHANOV, V. B., 1961. — Some problems of phylogeny and systems of Lacertilia (seu sauria). *Zool. J. Akad. Nank. SSR.*, **40** : 73-83.
- TIEDEMANN, M. A., et F. TIEDEMANN, 1975. — Vergleichend anatomische Untersuchungen and Schulter-und Beckengürtel verschiedener südafrikanischer Skinkarten mit besonderer Berücksichtigung von Reduktionserscheinungen. *Zoologica*, **43** : 124, 80 p.
- UNDERWOOD, G., 1957. — On lizards of the family Pygopodidae. A contribution to the morphology and phylogeny of the Squamata. *J. Morph.*, **100** (2) : 207-268.
- VASSE, J., J. P. GASC et S. RENOUS, 1974. — Les membres rudimentaires chez l'adulte et chez l'embryon de *Scelotes brevipes* Hewitt (Scineidae, Sauria). *Ext. Ann. Embryol. & Morph.*, **7** (4) : 417-424.
- VON WETTSTEIN, O., 1931. — Rhynechocephalia. *In* : Kükenthal, Handbuch der Zoologie, Berlin und Leipzig, **7** (1) (2) : 1.

Manuscrit déposé le 7 juillet 1976.

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3^e sér., n^o 458, mai-juin 1977,
Zoologie 321 : 661-672.*

Achévé d'imprimer le 30 juillet 1977.